地形对贺兰山步甲群落物种多样性分布格局的影响

杨益春，杨贵军*，王 杰

（宁夏大学生命科学学院，银川 750021）

摘要：【目的】步甲是主要栖息于地表的种类最丰富的昆虫类群之一，它们对生境的变化更为敏感。分析地形因子对贺兰山步甲昆虫群落物种多样性分布格局的影响，以期揭示步甲昆虫物种多样性分布格局形成和稳定的机制。【方法】2015 年 7 – 8 月选取贺兰山山地针叶林、山地疏林、山地灌丛、山地草原和浅山荒漠 5 种生境 98 个样地，用杯诱法对步甲群落物种组成和多样性进行调查，并采用典范对应分析(CCA)分析物种多样性指数和物种分布与地形因子之间的关系，运用广义可加模型(GAM)拟合不同生境步甲群落多样性指数对海拔梯度的响应曲线，探讨贺兰山步甲群落物种多样性的垂直分布格局。【结果】共采集步甲昆虫 21 属 65 种 10 989 头，其中，直角通缘步甲 *Pterostichus gebleri* 和径婪步甲 *Harpalus salinus* 为优势种，其个体数量分别占总捕获个体数的 44.93% 和 11.33%。山地疏林生境步甲物种丰富度最高，山地针叶林的步甲 Shannon-Wiener 多样性指数最高，浅山荒漠的步甲均匀度最高。海拔、坡向、坡度、剖面曲率和地形湿度指数的综合作用对步甲物种多样性分布格局有显著影响。其中，海拔对 5 种生境的步甲分布影响均显著，且解释力度最高；坡向对山地针叶林和浅山荒漠步甲分布影响显著。步甲总体丰富度和个体数量与海拔呈不对称的单峰曲线关系，Shannon-Wiener 多样性指数随海拔呈先递增后保持稳定的变化，均匀度指数与海拔呈“V”型变化趋势。【结论】贺兰山山地步甲物种多样性的分布格局受海拔为主的多种地形因子综合作用的影响。

关键词：步甲；物种多样性；分布格局；地形；山地；贺兰山

中图分类号：Q968 **文献标识码：**A **文章编号：**0454-6296(2017)09-1060-14

Effects of topographic factors on the distribution pattern of carabid species diversity in the Helan Mountains, northwestern China

YANG Yi-Chun, YANG Gui-Jun*, WANG Jie (School of Life Sciences, Ningxia University, Yinchuan 750021, China)

Abstract:【Aim】Carabid beetles are one of the most abundant groups which inhabit soil surface, and they are more sensitive to the change of habitats. The objective of this study is to reveal the mechanisms of formation and stabilization of carabid species biodiversity by analyzing the effects of topographic factors on the distribution pattern of carabid species diversity in the Helan Mountains, northwestern China.【Methods】The community structure and species diversity of carabid beetles were investigated from July to August 2015 using pitfall traps in the Helan Mountains. Carabid beetles were caught from 98 sampling plots of five vegetation habitats along the elevation gradient, *i.e.*, mountain needle-leaf forest, mountain broadleaf forest mountain shrub, mountain grassland and piedmont desert grassland. Based on a survey of the 98 sampling plots in the study area, canonical correspondence analysis (CCA) was performed to analyze the relationships between diversity indices and topographic factors, and generalized additive model (GAM) was employed to model the response curves of diversity indices to elevation.【Results】A total of 10 989 carabid beetles belonging to 65 species and 21 genera were collected. Of these beetles,

基金项目：国家自然科学基金项目(31360511)

作者简介：杨益春，女，1993 年 4 月生，宁夏固原人，硕士研究生，研究方向为动物生态与动物资源，E-mail: 1193930420@qq.com

*通讯作者 Corresponding author, E-mail: yang_gj@nxu.edu.cn

收稿日期 Received: 2017-02-20；接受日期 Accepted: 2017-07-30

Pterostichus gebleri and *Harpalus salinus* were the dominant species in the area, accounting for 44.93% and 11.33% of the total number of individuals, respectively. Among the habitats, the carabid beetle community in mountain broadleaf forest had the highest species richness while that in mountain needle-leaf forest had the highest Shannon-Wiener diversity index. The evenness in piedmont desert grassland was the highest, while its diversity and species richness were the lowest. It was observed that elevation, slope aspect, slope grade, topographic wetness index and profile curvature had significantly integrative effects on the distribution patterns of carabid species diversity. Elevation had significant effects on the distribution patterns of total carabid communities in all the five vegetation habitats, and slope aspect only affected the distribution patterns of mountain needle-leaf forest and piedmont desert grassland significantly. Species richness and the number of individuals had a unimodal pattern with elevation, Shannon-Wiener diversity index increased at first and then remained stable, while the evenness index had a V-shape trend. 【Conclusion】The distribution patterns of carabid beetles in the Helan Mountains are formed by the synthetic action of a variety of topographic factors, among which elevation plays an important role.

Key words: Carabid beetles; species diversity; distribution pattern; topography; mountainous region; Helan Mountains

山地是具有一定海拔高度、相对高度和坡度的生态复合系统，反映和浓缩了水平带的自然地理和生态特征。研究生物多样性沿山地环境梯度的变化规律及控制这些规律的生态因子，将有利于揭示群落结构和物种多样性分布格局以及生物群落的生态学过程（唐志尧和方精云，2004）。海拔是决定山地生境差异的主导因子（岳明等，2002），是影响物种多样性格局的决定性因素之一（王国宏，2002）。地形通过太阳辐射和降水的空间再分配，成为小尺度景观和群落中影响植物分布的主要非地带性环境因子，对山地植物物种多样性格局显示了多方面和多尺度的影响（Cantón *et al*., 2004；徐远杰等，2010）。基于地形特征的昆虫空间分布规律研究已经在小尺度景观和群落分析中引起关注，地形因子成为小尺度昆虫空间分布格局分析中重要的预测变量（李丽丽等，2011；张军霞等，2012；杨贵军等，2016）。

贺兰山是我国北方重要生物多样性中心“阿拉善-鄂尔多斯”中心的核心区域，孕育了丰富而独特的生物资源。目前该地区昆虫区系和多样性的研究已获得了进展（王新谱和杨贵军，2010；白晓栓等，2013），但关于地形因子对昆虫多样性分布格局影响的研究还较少（杨贵军等，2016）。步甲昆虫隶属鞘翅目（Coleoptera），是主要栖息于地表的种类最丰富的昆虫类群之一，它们对生境的变化更为敏感，其物种的组成及数量变化可作为环境变化和生物多样性变化的重要指标（于晓东等，2006）。已有研究在大、中尺度下的步甲昆虫多样性及其影响因素研究较充分，由于步甲具有特殊的生物学特性，其在山地景观中，可能受非地带性环境因子影响更大，已有研究表明地形和气候影响地表甲虫种类的分布（Judas *et al*., 2002；Negro *et al*., 2014；Johansson *et al*., 2017）。本文在系统调查贺兰山山体垂直植被带步甲物种多样性分布格局的基础上，探讨了 5 种地形因子对步甲昆虫物种多样性分布格局的影响，以期预测环境变化对生物多样性产生的影响，为生物多样性就地保护和可持续利用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

贺兰山位于内蒙古阿拉善高原东缘和宁夏银川平原西北侧，地理坐标为 105°41′－106°41′E，38°13′－39°30′N，西坡在内蒙古境内，毗邻腾格里沙漠和乌兰察布和两大沙漠，东坡在宁夏境内。山体呈西南-东北走向，南北绵延 250 km，东西宽约 20～40 km，面积 4 100 km^2。山地主体海拔 2 000～3 000 m，最高峰敖包疙瘩海拔 3 556.1 m。该地具有典型的大陆性季风气候特点。同时又具有水热垂直地带性变化的山地气候特点，平均气温为 －0.8℃，年平均降水量为 430 mm，降水的季节变化大，6－9 月降水量占全年降水量的 60% 以上。受地势起伏的影响，植被分布具有明显的垂直分异特征（梁存柱等，2012）。

1.2 调查方法和标本鉴定

步甲昆虫调查主要采用巴氏罐诱法（Ulyshen *et al*., 2005），在研究区域选择 11 条沟道，充分考虑植被的垂直特征，设定 98 个采集样地（图 1），分属于

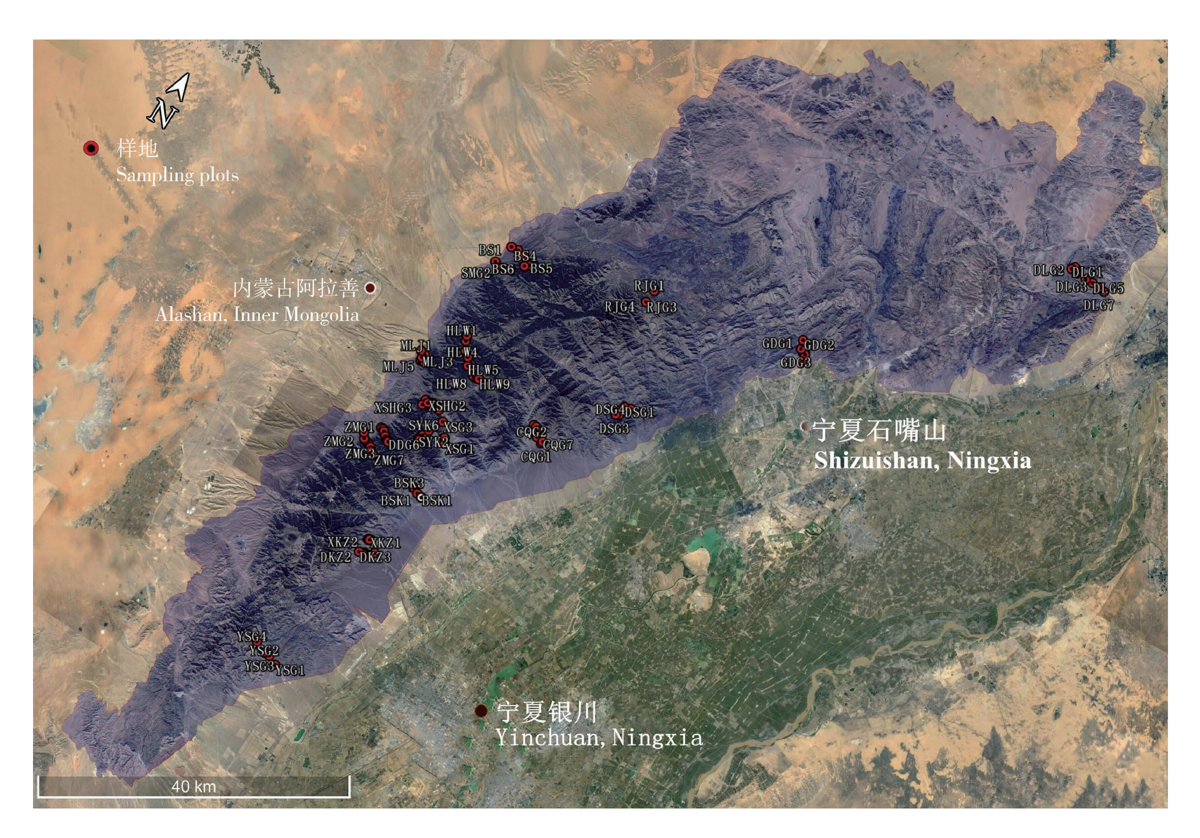


图 1 贺兰山步甲昆虫采集样地分布图

Fig. 1 Spatial distribution of carabid beetle samples in the Helan Mountains, northwestern China

地理底图源自谷歌地图。The geographical base map originates form Google Earth.

山地针叶林(mountain needle-leaf forest, MNF)、山地疏林(mountain broadleaf forest, MBF)、山地灌丛(mountain shrub, MS)、山地草原(mountain grassland, MG)和浅山荒漠(piedmont desert grassland, PDG)5 种生境,其中山地针叶林有 26 个样地,在海拔 2 121 ~2 640 m 之间,山地疏林有 20 个样地,在海拔 1 348 ~2 363 m 之间,山地灌丛有 29 个样地(包括旱生灌丛、中生灌丛和针叶灌丛),在海拔 1 167 ~2 959 m 之间,山地草原 15 个样地,在海拔 1 324 ~2 545 m 之间,浅山荒漠有 8 个样地,在海拔 1 226 ~1 445 m 之间。不同生境间距不小于 500 m。每个样地设置 3 个调查样方,样方间距不小于 50 m。在每个样方分两行共放置 15 诱杯,诱杯间距 2 m,每个样地共放置 45 个。采用 400 mL 塑料杯(高 9 cm,口径 7.5 cm)作为诱杯,杯壁上方 1/4 处(杯口下方约 2.5 cm)打一小孔(直径约 0.5 cm),以免由于雨水过多使标本流失;引诱剂为醋、糖、酒精和水(2∶1∶1∶20, m/m)的混合物,每个诱杯内放引诱剂 40 ~60 mL。采集到的标本存放在 70% 的酒精内,带回室内鉴定。采样时间为 2015 年 7 –8 月,每次放置诱杯时间 3 d。同时徒手采集样地内地面及植物上的步甲科昆虫。采集的步甲昆虫依据相关专著(王新谱和杨贵军, 2010; 白晓栓等, 2013)鉴定并参阅贺兰山自然保护区昆虫标本馆保存的步甲昆虫标本,部分种类请中国科学院动物所梁红斌博士鉴定。

1.3 多样性指数测定

基于稀疏法采用 Estimate 8.20 软件估计不同生境步甲物种数目(Koellner *et al*., 2004)。物种密度以单位栖息地的物种的数量表示。个体数占比大于 10% 者为优势种类,个体数占比在 1% ~10% 之间为常见种类,个体数占比小于 1% 者稀有种。Patrick 丰富度指数 $R = S$;Shannon-Wiener 多样性指数 $H = -\sum P_i \ln P_i$;Pielou 均匀度指数 $E = H/\ln S$;其中,S 为每个样方的物种总数,$P_i = N_i/N$,P_i 是第 i 种个体数占总个体数的比例(马克平和刘玉明, 1994)。

1.4 地形因子的提取

利用 1∶100 000 地形图进行数字化,得到研究区域 10 m 分辨率的数字高程模型(digital elevation model, DEM),利用 ArcGIS 提取海拔(elevation)、坡向(slope aspect)、坡度(slope grade)、地形湿度指数(topographic wetness index, Twi)和剖面曲率(profile curvature)5 个地形指标用于步甲昆虫空间分布相关性的分析(杨贵军等, 2016)。样地所处位置的坡度

的转换方法为取其正弦值。坡向采用将 0° ~ 360°的方位角转换为 0 ~ 1 之间的 *TRASP*(transformation of aspect)指数(刘秋锋等, 2006),*TRASP* 指数越小表明坡向越背阴,反之越向阳,其中 1 代表南偏西 30°,0 代表北偏东 30°,计算公式为:$TRASP = (1 - \cos[\pi(aspect - 30)/180])/2$,式中 *TRASP* 表示坡向指数,*aspect* 表示坡向度。

1.5　数据分析

利用 SPSS16.0 对不同生境的步甲多样性数据做 Kruskal-Wallis(非参数 ANOVA)分析,进行差异显著性检验,并用 Origin pro9.0 作图。采用 Canoco5.0 分析软件对步甲物种分布及多样性指数进行典范对应分析(canonical correspondence analysis, CCA)排序和作图,用蒙特卡罗法(Monte Carlo)对地形因子的综合作用与物种数据之间的关系进行显著性检验,用前向选择分析各种地形因子对步甲分布及多样性的影响力和显著性,对步甲类群个体数量及地形因子数据进行 $\lg(x+1)$ 转换。利用 S-plus8.0 软件采用广义可加模型(generalize additive models, GAM)拟合步甲群落多样性指数对海拔梯度的响应曲线。

2　结果

2.1　贺兰山不同生境步甲昆虫群落组成及多样性

经统计,共采集步甲科昆虫 21 属 65 种10 989头。其中直角通缘步甲 *Pterostichus gebleri* 和径婪步甲 *Harpalus salinus* 为优势种,分别占总捕获步甲个体数的 44.93% 和 11.33%。蒙古伪葬步甲 *Pseudotaphoxnus mongolicus*、强足通缘步甲 *Poecilus fortipes*、锯步甲 *Pristosia proxima*、考氏肉步甲 *Broscus kozlovi*、谷婪步甲 *Harpalus calceatus*、红缘婪步甲 *Harpalus froelichii*、小细胫步甲 *Agonum nitidum*、麻步甲 *Carabus brandti* 和双斑猛步甲 *Cymindis binotata* 为常见类群,这些种类总个体数占总个体数的 33.30%,其余种类为稀有类群,占总个体数的 10.44%。

基于稀疏法估计 5 种生境步甲物种数目,以山地灌丛种类最多,山地针叶林和山地疏林次之,但二者均与山地灌丛差异不显著,山地草原和浅山荒漠均明显少于山地灌丛生境,浅山荒漠物种数最少(图 2)。不同生境步甲群落组成不同(表 1),其中,山地针叶林生境采集到 42 种,直角通缘步甲、蒙古伪葬步甲、强足通缘步甲和考氏肉步甲是该生境的优势种类,个体数量分别占该生境总个体数的 28.05%, 22.45% 和 16.71% 和 10.11%;山地疏林采集到 38 种步甲,其中直角通缘步甲、径婪步甲和谷婪步甲为优势种,个体数量分别占该生境总个体数的 35.82%, 18.17% 和 10.42%;山地灌丛有 51 种步甲,优势种是直角通缘步甲和径婪步甲,个体数量分别占该生境总个体数的 54.02% 和 15.34%;山地草原有 42 种,优势种仅有直角通缘步甲,个体数量占该生境总个体数的 70.21%;浅山荒漠有 11 种,优势种仅有径婪步甲,占该生境总个体数的 85.41%。

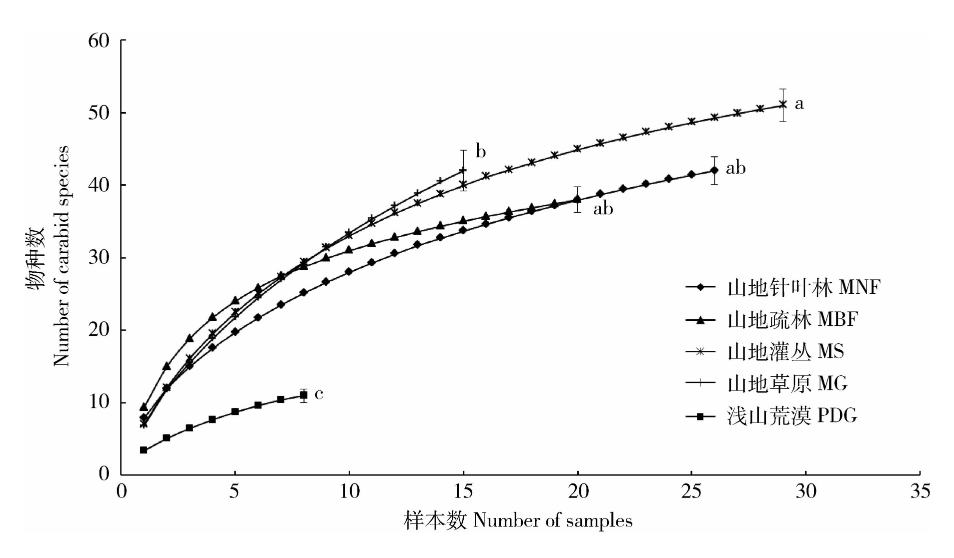


图 2　贺兰山 5 种生境步甲昆虫稀疏化曲线

Fig. 2　Rarefaction curves of carabid beetles in five different habitats in the Helan Mountains

MNF: 山地针叶林 Mountain needle-leaf forest; MBF: 山地疏林 Mountain broadleaf forest; MS: 山地灌丛 Mountain shrub; MG: 山地草原 Mountain grassland; PDG: 浅山荒漠 Piedmont desert grassland. 下同 The same below. 误差线表示 95% 的置信区间;具不同字母的曲线无重复置信区间。Error bars indicate 95% confidence limits. Curves with different letters have non-overlapping confidence intervals.

表 1 贺兰山不同生境步甲科昆虫物种组成和个体数量占比(%)

Table 1 Species composition and individual proportion (%) of Carabidae in different habitats in the Helan Mountains

编号 No.	步甲种类 Carabidae species	山地针叶林 MNF	山地疏林 MBF	山地灌丛 MS	山地草原 MG	浅山荒漠 PDG	合计 Total
sp1	*Agonum mandli*	0.00	0.07	0.00	0.17	0.00	0.05
sp2	小细胫步甲 *A. nitidum*	0.65	2.01	2.49	0.28	0.00	1.48
sp3	棒胸暗步甲 *Amara banghaasi*	0.11	0.03	1.42	0.11	0.00	0.46
sp4	*Am. biarticulata*	0.04	0.00	0.03	0.22	0.00	0.05
sp5	*Am. communis*	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.01
sp6	*Am. congrua*	0.00	0.00	0.25	0.00	0.00	0.07
sp7	点胸暗步甲 *Am. dux*	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.02
sp8	甘肃胸暗步甲 *Am. gansuensis*	1.44	0.10	0.35	0.11	0.00	0.51
sp9	婪胸暗步甲 *Am. harpaloides*	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
sp10	*Am. magnicollis*	0.14	0.00	0.03	0.00	0.00	0.05
sp11	*Am. obscuriper*	0.00	0.00	0.09	0.22	0.00	0.06
sp12	*Am. ovate*	0.00	0.00	0.50	0.00	0.00	0.15
sp13	陕西暗步甲 *Am. shaanxiensis*	1.34	0.20	0.50	0.00	0.00	0.54
sp14	*Am.* sp.	0.00	0.00	0.00	0.56	0.00	0.09
sp15	膨胸暗步甲 *Am. tumida*	0.00	0.00	0.66	0.00	0.00	0.19
sp16	*Am. ussuriensis*	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
sp17	麦穗斑步甲 *Anisodactylus signatus*	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.01
sp18	考氏肉步甲 *Broscus kozlovi*	10.11	2.87	1.83	0.17	0.00	3.89
sp19	中华金星步甲 *Calosoma chinense*	0.00	0.00	0.03	0.06	0.00	0.02
sp20	暗星步甲 *C. lugens*	0.00	0.07	0.09	0.00	0.43	0.05
sp21	麻步甲 *Carabus brandti*	0.83	2.34	2.30	1.52	0.00	1.77
sp22	锥步甲 *Ca. glyptopterus*	0.00	0.00	0.03	0.06	0.00	0.02
sp23	刻步甲 *Ca. kruberi*	0.14	0.07	1.61	0.11	0.00	0.54
sp24	*Cephalota besseri*	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.01
sp25	黄唇虎甲 *Ce. chiloleuca*	0.00	0.13	0.13	0.06	0.00	0.08
sp26	云纹虎甲 *Cicindela elisae*	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.01
sp27	斜斑虎甲 *Ci. germanica*	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
sp28	皮步甲 *Corsyra fusula*	0.07	0.30	0.44	3.93	0.86	0.88
sp29	*Cylindera arenaria*	0.00	0.00	0.16	0.00	0.00	0.05
sp30	双斑猛步甲 *Cymindis binotata*	1.70	0.86	0.31	5.12	5.15	1.69
sp31	*Cy. collaris*	0.22	0.00	0.03	0.11	0.00	0.08
sp32	半猛步甲 *Cy. daimio*	0.18	0.40	0.60	0.45	0.00	0.40
sp33	*Cy. faldermanni*	0.04	0.03	0.16	0.00	0.00	0.06
sp34	*Cy. pilosissima*	0.11	0.00	0.13	0.22	0.00	0.10
sp35	*Cy.* sp.	0.00	0.03	0.16	0.06	0.00	0.06
sp36	赤胸长步甲 *Dolichus halensis*	0.07	0.20	0.03	1.07	0.00	0.25
sp37	*Harpalus tarsalis*	0.43	0.00	0.00	0.00	0.00	0.11
sp38	红角婪步甲 *H. amplicorilis*	0.04	2.21	0.25	0.17	3.00	0.78
sp39	*H. anxius*	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.01

续表 1 Table 1 continued

编号 No.	步甲种类 Carabidae species	山地针叶林 MNF	山地疏林 MBF	山地灌丛 MS	山地草原 MG	浅山荒漠 PDG	合计 Total
sp40	棒婪步甲 *H. bungii*	0.69	0.10	0.31	0.06	0.00	0.30
sp41	谷婪步甲 *H. calceatus*	0.18	10.42	2.46	0.34	0.43	3.69
sp42	铜绿婪步甲 *H. chalcentus*	0.43	0.00	0.00	0.00	0.00	0.11
sp43	直角婪步甲 *H. corporosus*	0.87	0.36	0.16	2.19	0.00	0.72
sp44	强婪步甲 *H. crates*	0.07	0.03	0.09	0.11	0.00	0.07
sp45	大卫婪步甲 *H. davidi*	0.43	0.99	0.03	0.00	0.00	0.39
sp46	红缘婪步甲 *H. froelichii*	0.47	7.19	0.98	0.34	0.86	2.46
sp47	毛婪步甲 *H. griseus*	0.04	0.10	0.06	0.90	0.00	0.20
sp48	肖毛婪步甲 *H. jureceki*	0.00	0.20	0.03	0.11	0.00	0.08
sp49	列穴婪步甲 *H. lumbaris*	0.14	0.13	0.63	0.00	0.00	0.25
sp50	巨胸婪步甲 *H. macronotus*	0.18	1.65	0.91	0.06	0.86	0.79
sp51	*H. major*	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.01
sp52	喜婪步甲 *H. optabilis*	1.66	0.00	0.00	0.06	0.00	0.43
sp53	黄鞘婪步甲 *H. pallidipennis*	0.04	1.09	0.60	3.04	0.86	0.99
sp54	*H. pumilus*	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.01
sp55	径婪步甲 *H. salinus*	0.22	18.17	15.34	0.11	85.41	11.33
sp56	圆胸钝颚步甲 *Martyr alter*	0.07	0.46	0.19	0.06	0.00	0.21
sp57	黄缘心步甲 *Nebria livida*	2.60	0.16	0.06	0.00	0.00	0.72
sp58	*Panagaeus bipustulatus*	0.04	0.00	0.03	0.00	0.00	0.02
sp59	强足通缘步甲 *Poecilus fortipes*	16.71	2.18	1.26	4.89	0.00	5.97
sp60	*Pristosia proxima*	6.86	4.19	3.56	0.62	0.00	4.01
sp61	短翅伪葬步甲 *Pseudotaphoxenus brevipennis*	0.04	0.16	0.25	0.84	1.72	0.30
sp62	蒙古伪葬步甲 *Ps. mongolicus*	22.45	4.62	4.25	1.01	0.00	8.33
sp63	皱翅伪葬步甲 *Ps. rugipennis*	0.00	0.00	0.00	0.11	0.00	0.02
sp64	直角通缘步甲 *Pterostichus gebleri*	28.05	35.82	54.02	70.21	0.43	43.93
sp65	单齿蝼步甲 *Scarites terricola*	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.01
	个体数量合计 Total number of individuals	2 770	3 032	3 175	1 779	233	10 989

表中数据为该物种个体数量占该生境群落总个体数的比例(%)。Data in table indicate the proportion (%) of the individual numbers of each species included in the total of a habitat.

不同生境步甲昆虫群落总体多样性特征见图3。物种丰富度以浅山荒漠生境最低,且明显低于其他生境,山地疏林最高(图 3:A)。个体数量变化趋势基本和丰富度一致(图 3:B)。Shannon-Wiener 多样性指数以山地针叶林最高,山地疏林和灌丛次之,山地草原较低,浅山荒漠生境最低,且明显低于山地针叶林(图 3:C)。均匀度以浅山荒漠最高,山地针叶林和山地灌丛生境次之,山地疏林和山地草原较低(图 3:D)。

2.2　地形因子对不同生境步甲分布的影响

对山地针叶林、山地阔叶疏林、山地灌丛、山地草原和浅山荒漠 5 种生境及群落总体的步甲昆虫多样性指数与 5 个地形因子进行 CCA 排序分析(图 4; 表 2),第 1 典型轴 Monte-Carlo test 显示极显著($F = 9.41$, $P = 0.002$),第 1 排序轴和第 2 排序轴的特征值分别为 0.199 和 0.055,步甲群落多样性-环境关系累积解释量达 91.03%,说明排序结果良好。海拔与第 1 轴存在显著负相关($P < 0.05$),5 种生境沿第 1 轴负向呈海拔梯度增高排列;地形湿度指数、坡向与第 2 轴存在正相关,剖面曲率与第 2 轴负相关。群落总体步甲昆虫及山地针叶林、山地阔叶疏林、山地灌丛、山地草原和浅山荒漠各自的多样性指

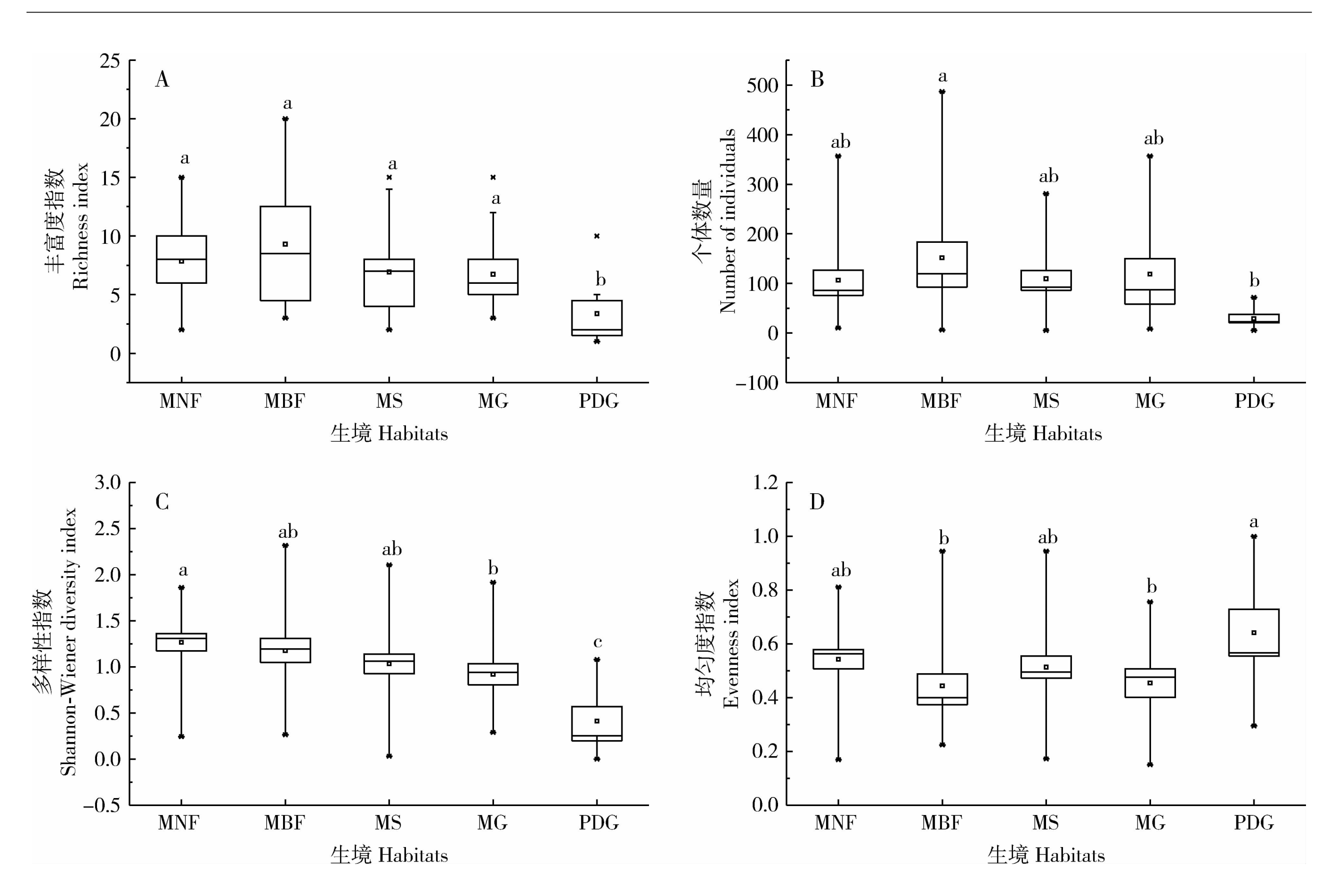


图 3 贺兰山不同生境步甲科昆虫群落多样性指数比较

Fig. 3 Comparison of carabid community diversity indices among different habitats in the Helan Mountains

采用非参数 ANOVA 检验的方差分析比较不同生境多样性指数的差异,不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。Difference of carabid community diversity indices among different habitats was compared with the one-way ANOVA, and different small letters mean significant difference at the 0.05 level.

表 2 步甲昆虫群落 CCA 排序轴的特征值以及多样性指数与地形因子的相关性

Table 2 Eigen values of the CCA ordination and the diversity index-terrain correlation of the carabid community

参数 Parameter	第 1 轴 Axis 1	第 2 轴 Axis 2	前项选择 Forward selection		
			贡献率(%) Contribution	*F*	*P*
特征值 Eigen values	0.197	0.055			
物种-地形因子相关系数 Species-terrain correlation coefficient	0.632	0.336			
累积解释因变量变异的百分数 Cumulative percentage of variation explained	71.20	91.03			
蒙特卡洛置换检验 Monte-Carlo permutation test of significance	$F=9.41$	$P=0.002$			
海拔 Elevation	-0.5881	0.0349	62.4	8.5	0.002
坡向 Slope aspect	0.1424	0.1153	12.0	1.6	0.136
坡度 Slope grade	-0.0882	-0.0003	8.4	1.2	0.32
地形湿度指数 Topographic wetness index	-0.0062	0.2054	9.6	1.3	0.228
剖面曲率 Profile curvature	-0.1097	-0.1029	7.7	1.1	0.322

CCA:典型排序分析 Canonical correspondence analysis. 表 3 和图 4 同 The same for Table 3 and Fig. 4.

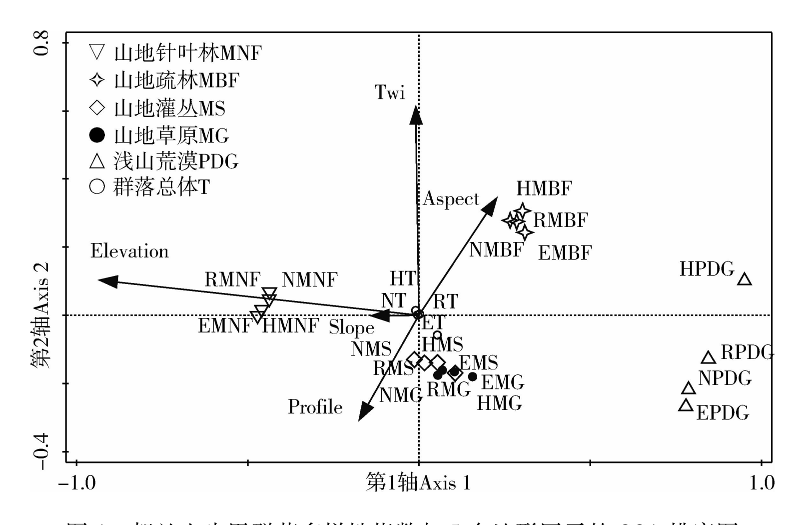


图 4　贺兰山步甲群落多样性指数与 5 个地形因子的 CCA 排序图

Fig. 4　CCA two-dimensional ordination diagram of carabid community diversity indices and 5 terrain factors in the Helan Mountains

T：群落总体 Total. H：Shannon-Wiener 多样性指数 Shannon-Wiener diversity index；R：丰富度指数 Richness index；E：均匀度指数 Evenness index；N：个体数量 Number of individuals. Twi：地形湿度指数 Topographic wetness index.

数聚在一起，其中山地灌丛、山地草原与总体的多样性指数相距很近，说明总体多样性指数受山地灌丛和山地草原多样性的影响比较大，它们在相似的环境下取得了最大值，其环境具有中性的特征，处于 5 个地形因子环境梯度的中间位置。山地针叶林步甲群落多样性指数受海拔影响较大，在较阴的坡向、较高的海拔、较大的坡度取得最大值。山地阔叶疏林和浅山荒漠步甲多样性指数受坡向影响较大，在较低的海拔、较小的坡度和较向阳的坡面取得最大值。

对 5 种生境 98 个样地步甲昆虫物种分布分别进行 CCA 排序分析（图 5：A－E；表 3），蒙特卡洛置换检验表明，所有轴均具有显著统计学意义（$P<0.05$），说明 5 个地形因子的综合作用对 5 种生境步甲物种分布格局具有显著影响。5 种生境步甲物种-环境相关性，第 1 轴变化范围为 0.878～0.976，第 2 轴为 0.814～0.973。在 5 个地形因子中，海拔与第 1 轴的相关性最大，其中在山地针叶林、山地灌丛和山地草原为正相关，在山地疏林和浅山荒漠为负相关，对 5 种生境步甲分布的影响均显著（$P<0.05$），说明海拔对步甲分布的影响均最大。山地针叶林中，海拔与第 2 轴与相关性最大，为负相关（相关系数为－0.520），5 种因子对步甲物种数据的解释力度顺序为海拔＞坡向＞剖面曲率＞坡度＞地形湿度指数，坡向对山地针叶林步甲分布影响显著（$P<0.05$）。强足通缘步甲和蒙古伪葬步甲位于原点附近，说明这两种在山地针叶林生境分布较均匀，陕西暗步甲和双斑猛步甲趋向于高海拔的向阳坡向分布，直角通缘步甲、喜婪步甲和黄缘心步甲趋向于低海拔的向阳坡向分布，考氏肉步甲和 *Pristosia proxima* 趋向于较低海拔、较低坡度的背阴坡向分布。山地疏林中，与第 2 轴相关系最大的是坡向，为正相关，5 种因子对步甲物种数据的解释力度顺序为海拔＞地形湿度指数＞剖面曲率＞坡向＞坡度。考氏肉步甲、强足通缘步甲、*Pristosia proxima* 和蒙古伪葬步甲趋向于较高海拔、较向阳坡向、较大地形湿度指数的缓坡分布，麻步甲和直角通缘步甲趋向于向阳坡向分布，小细胫步甲、红角婪步甲、谷婪步甲、红缘婪步甲、巨胸婪步甲、黄鞘婪步甲和径婪步甲趋向于低海拔背阴坡向分布。在山地灌丛中，坡度和剖面曲率与第 2 轴呈较大的负相关，5 种因子对步甲物种数据的解释力度顺序为海拔＞坡度＞剖面曲率＞坡向＞地形湿度指数。直角通缘步甲分布较均匀，径婪步甲趋向于较低海拔、缓坡的背阴生境分布、小细胫步甲、棒胸暗步甲、考氏肉步甲和蒙古伪葬步甲趋向于较高海拔的向阳坡向分布，麻步甲、刻步甲、谷婪步甲和 *Pristosia proxima* 趋向于较低海拔、背阴的较陡坡向分布。在山地草原生境，坡度与第 2 轴呈最大的正相关，5 种因子对步甲物种数据的解释力度顺序为海拔＞坡度＞地形湿度指数＞坡向＞剖面曲率。麻步甲、直角婪步甲和直角通缘步甲偏向于低海拔的背阴坡向分布，强足通缘步甲趋向于较高海拔的向阳坡向分布，皮步甲、赤胸长步甲和黄鞘婪步甲偏好于较陡阳坡分布，而双斑猛步甲和蒙古伪葬步甲趋向于较缓坡分布。在浅山荒漠生

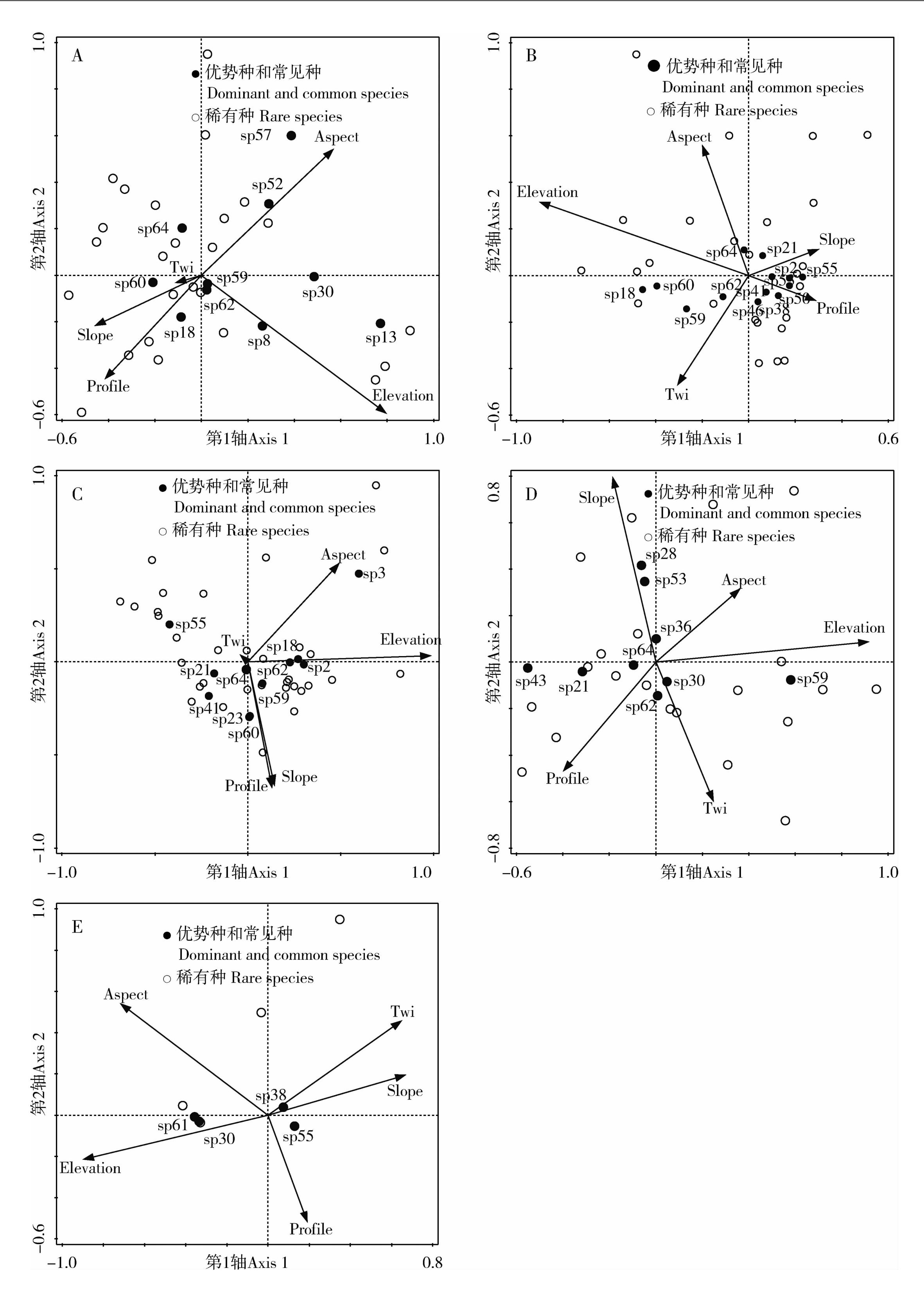


图 5 贺兰山步甲昆虫分布与 5 个地形因子的 CCA 排序图

Fig. 5 CCA two-dimensional ordination diagram of carabid beetles distribution and 5 terrain factors in the Helan Mountains

A：山地针叶林 Mountain needle-leaf forest；B：山地疏林 Mountain broadleaf forest；C：山地灌丛 Mountain shrub；D：山地草原 Mountain grassland；E：浅山荒漠 Piedmont desert grassland. Elevation：海拔 Elevation；Aspect：坡向 Slope aspect；Slope：坡度 Slope grade；Profile：剖面曲率 Profile curvature；Twi：地形湿度指数 Topographic wethess index. sp1 – sp65：见表 1 See Table 1.

表 3　贺兰山不同生境步甲昆虫群落 CCA 排序轴的特征值、物种与地形因子的相关性

Table 3　Eigen values of the CCA ordination and species-terrain correlation of the carabid community in different habitats in the Helan Mountains

生境 Habitats	参数 Parameter	第 1 轴 Axis 1	第 2 轴 Axis 2	前项选择 Forward selection		
				贡献率(%) Contribution	*F*	*P*
山地针叶林 Mountain needle-leaf forest	特征值 Eigenvalues	0.268	0.214			
	物种-地形因子相关系数 Species-terrain correlation coefficient	0.878	0.878			
	累积解释因变量变异的百分数 Cumulative percentage of variation explained	33.300	59.900			
	蒙特卡洛置换检验 Monte-Carlo permutation test of significance	$F=2.170$	$P=0.040$			
	海拔 Elevation	0.696	−0.520	30.6	2.4	0.002
	坡向 Slope aspect	0.497	0.474	20.5	1.6	0.030
	坡度 Slope grade	−0.399	−0.190	16.7	1.4	0.116
	地形湿度指数 Topographic wetness index	−0.095	−0.028	14.7	1.2	0.248
	剖面曲率 Profile curvature	−0.362	−0.389	17.5	1.4	0.170
山地疏林 Mountain broadleaf forest	特征值 Eigen values	0.328	0.188			
	物种-地形因子相关系数 Species-terrain correlation coefficient	0.905	0.846			
	累积解释因变量变异的百分数 Cumulative percentage of variation explained	42.100	66.200			
	蒙特卡洛置换检验 Monte-Carlo permutation test of significance	$F=1.310$	$P=0.040$			
	海拔 Elevation	−0.813	0.266	37.4	2.4	0.002
	坡向 Slope aspect	−0.180	0.470	5.6	17.7	1.200
	坡度 Slope grade	0.269	0.095	3.4	10.7	0.700
	地形湿度指数 Topographic wetness index	−0.276	−0.395	15.7	1.0	0.420
	剖面曲率 Profile curvature	0.258	−0.091	5.9	18.5	1.200
山地灌丛 Mountain shrub	特征值 Eigen values	0.541	0.293			
	物种-地形因子相关系数 Species-terrain correlation coefficient	0.938	0.814			
	累积解释因变量变异的百分数 Cumulative percentage of variation explained	44.300	68.300			
	蒙特卡洛置换检验 Monte-Carlo permutation test of significance	$F=1.550$	$P=0.004$			
	海拔 Elevation	0.920	0.027	43.1	3.3	0.002
	坡向 Slope aspect	0.459	0.429	14.4	1.1	0.294
	坡度 Slope grade	0.134	−0.538	17.3	1.3	0.148
	地形湿度指数 Topographic wetness index	−0.036	0.029	10.5	0.8	0.730
	剖面曲率 Profile curvature	0.122	−0.548	14.7	1.1	0.282
山地草原 Mountain grassland	特征值 Eigen values	0.644	0.333			
	物种-地形因子相关系数 Species-terrain correlation coefficient	0.936	0.965			
	累积解释因变量变异的百分数 Cumulative percentage of variation explained	39.200	59.500			
	蒙特卡洛置换检验 Monte-Carlo permutation test of significance	$F=1.650$	$P=0.040$			

续表 3 Table 3 continued

生境 Habitats	参数 Parameter	第 1 轴 Axis 1	第 2 轴 Axis 2	前项选择 Forward selection		
				贡献率(%) Contribution	F	P
	海拔 Elevation	0.855	0.084	34.6	2.1	0.002
	坡向 Slope aspect	0.337	0.302	17.0	1.0	0.414
	坡度 Slope grade	-0.173	0.764	18.5	1.1	0.274
	地形湿度指数 Topographic wetness index	0.231	-0.574	17.6	1.1	0.396
	剖面曲率 Profile curvature	-0.371	-0.450	12.3	0.7	0.756
浅山荒漠 Piedmont desert grassland	特征值 Eigenvalues	0.347	0.170			
	物种-地形因子相关系数 Species-terrain correlation coefficient	0.976	0.973			
	累积解释因变量变异的百分数 Cumulative percentage of variation explained	56.500	84.200			
	蒙特卡洛置换检验 Monte-Carlo permutation test of significance	F = 6.290	P = 0.006			
	海拔 Elevation	-0.872	-0.208	46.6	4.7	0.018
	坡向 Slope aspect	-0.696	0.524	22.0	2.9	0.018
	坡度 Slope grade	0.649	0.188	11.2	3.0	0.056
	地形湿度指数 Topographic wetness index	0.630	0.443	4.8	1.5	0.270
	剖面曲率 Profile curvature	0.185	-0.501	15.4	2.8	0.084

境,坡向与第 2 轴呈最大的正相关,5 种因子对步甲物种数据的解释力度顺序为海拔 > 坡向 > 剖面曲率 > 坡度 > 地形湿度指数,坡向对浅山荒漠步甲分布影响显著($P < 0.05$)。双斑猛步甲和短翅伪葬步甲偏好于较高海拔、向阳的缓坡分布,红角婪步甲和径婪步甲趋向于较低海拔、较陡的背阴坡向分布。

2.3 步甲昆虫群落多样性的垂直分布格局

以步甲群落物种多样性指数为因变量、以海拔为自变量,运用 GAM 拟合步甲昆虫多样性指数对海拔梯度的响应曲线,以研究步甲多样性的垂直分布格局。GAM 拟合曲线表明,步甲总体丰富度、个体数量与海拔均呈不对称的单峰曲线关系(图 6),Shannon-Wiener 多样性指数与海拔单峰格局不甚明显,基本表现为先递增后平稳的变化趋势,在中低段海拔 1 500 ~ 2 000 m 范围内丰富度、个体数量和 Shannon-Wiener 多样性指数较高,在 1 667 m 的山地疏林生境的背阴缓坡样地丰富度和个体数量取得最大值,步甲群落组成丰富,采集到 20 种 487 头,以径婪步甲、直角通缘步甲和谷婪步甲为优势种,常见种有小细胫步甲、红角婪步甲、大卫婪步甲、巨胸婪步甲、黄鞘婪步甲、强足通缘步甲和蒙古伪葬步甲等,但 Shannon-Wiener 多样性指数处于中等,而在海拔 1 608 m 的山地疏林生境的半阳坡样地 Shannon-Wiener 多样性指数最高,此处采集到步甲 14 种 45 头。海拔 2 000 m 以上步甲 Shannon-Wiener 多样性指数呈略低于峰值的平缓变化。步甲均匀度随海拔呈“V”型变化趋势,在海拔 1 930 m 以步甲均匀度与海拔呈负相关,在1 930 ~ 2 500 m 范围与海拔呈正相关,海拔 2 500 m 以上趋于稳定。在海拔 1 930 m 山地草原生境的阴坡样地,步甲均匀度最低,Shannon-Wiener 多样性指数也较低,此处采集到步甲 15 种,但以直角通缘步甲占绝对优势,其个体数量占该样地步甲总数的 84.03%。

3 讨论

贺兰山步甲种类组成体现了干旱区山地的昆虫区系特征(王新谱和杨贵军, 2010; 白晓栓等, 2013)。垂直带不同生境步甲群落组成的差异反映了环境异质性和步甲昆虫适应性的不同。浅山荒漠步甲物种丰富度和 Shannon-Wiener 多样性指数显著低于其他生境,而均匀度指数最高,该带主要位于贺兰山北段海拔 1 500 m 以下,海拔高差小,常年气候干旱,蒸发量远大于降水量,植被组成简单且盖度小于 15%,步甲组成以适应干旱的种类为主,群落组成简单,仅采集到到 11 种,但均匀度指数最高,反映该生境步甲群落结构组成较为稳定。随海拔梯度山地环境异质性增加,其他生境步甲群落组成趋于复杂,丰

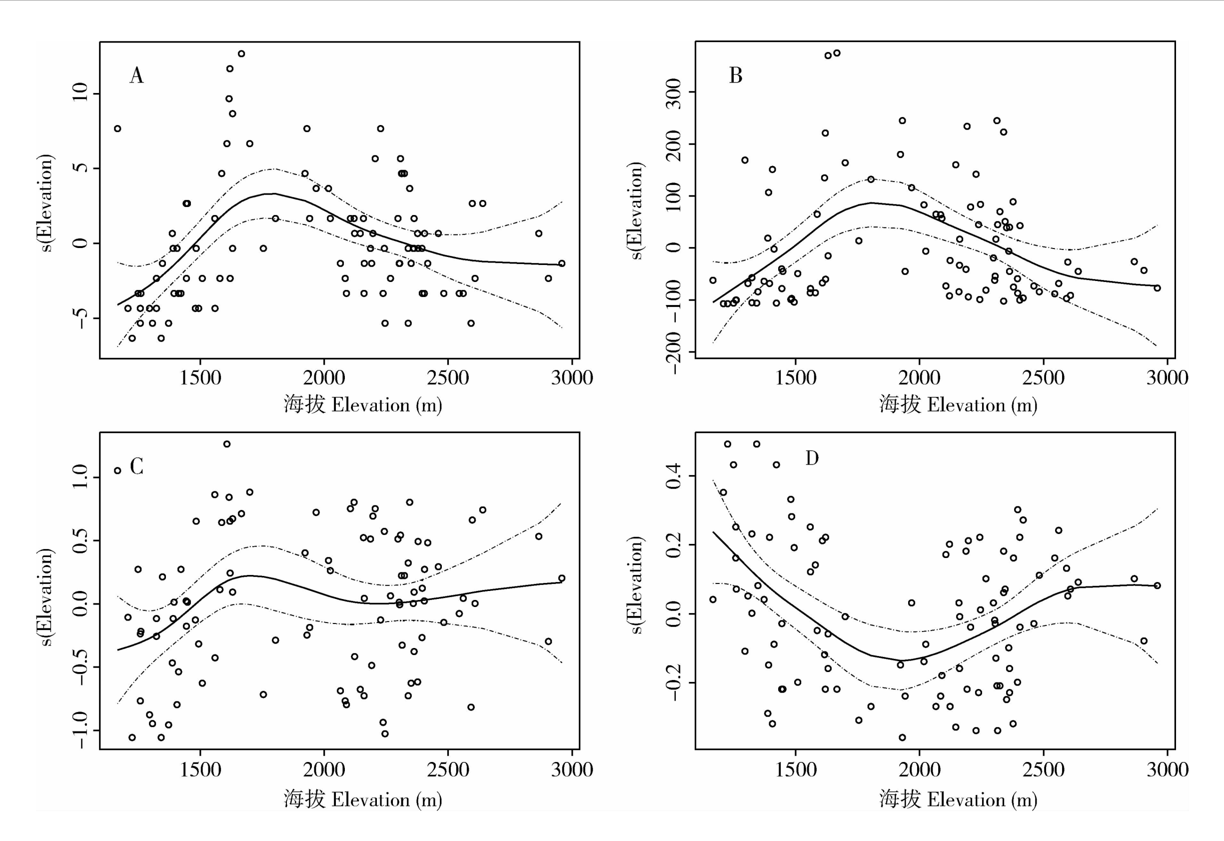


图 6　贺兰山步甲群落多样性指数的垂直分布格局

Fig. 6　Altitudinal pattern of the carabid community diversity in the Helan Mountains

A: R_t, 丰富度指数 Richness index; B: N_t, 个体数量 Number of individuals; C: H_t, Shannon-Wiener 多样性指数 Shannon-Wiener diversity index; D: E_t, 均匀度指数 Evenness index. 纵轴表示平滑函数值,横轴表示解释变量(海拔)的实测值。Longitudinal axis means smooth function value, and the horizontal axis shows the measured values of variables (elevation).

富度和 Shannon-Wiener 多样性指数增加,但步甲群落的均匀度指数没有表现随步甲丰富度和 Shannon-Wiener 多样性指数增加而增加的趋势,而是均低于浅山荒漠生境,群落结构稳定性较低,可能由于相同生境不同海拔的非地带性环境因子变化较大。

步甲群落总体和每一生境各自的多样性指数在 CCA 排序图中多处于相同的位置,这说明各种多样性指数与地形因子的关系较为类似。山地灌丛、山地草原与群落总体的多样性指数相距很近,原因是山地灌丛和草原在贺兰山垂直带分布域宽,这两种生境步甲多样性对群落总体多样性的影响较山地针叶林、山地疏林和浅山荒漠大。

本研究中海拔、坡向、坡度、剖面曲率和地形湿度指数的综合作用对步甲物种多样性分布格局有显著影响,其中,海拔对 5 种生境的步甲分布影响均显著,说明海拔梯度作为决定山地生境差异的主导因子,影响着步甲群落的物种分布与结构及物种多样性。综合 5 种生境分析,小细胫步甲、考氏肉步甲、强足通缘步甲、蒙古伪葬步甲和 *Pristosia proxima* 偏向于较高海拔分布,麻步甲、谷婪步甲、红缘婪步甲、径婪步甲和直角通缘步甲趋向于较低海拔分布。坡向主要影响地面接收太阳辐射的强度和时间,继而引起光照和热量条件的改变对昆虫产生影响,其中光照对昆虫生活节律以及种群季节性变动规律等都有重要的影响作用(张军霞等, 2012)。本研究表明,在山地针叶林和浅山荒漠步甲生境,坡向是仅次于海拔显著影响步甲分布的地形因子,山地针叶林生境郁闭度高,背阴的坡向步甲丰富度高,考氏肉步甲、强足通缘步甲、蒙古伪葬步甲和 *Pristosia proxima* 等一些喜阴湿的步甲种类比例高,这些步甲种类可能具有白天不善活动的习性;在浅山荒漠生境,向阳的坡向步甲丰富度高,双斑猛步甲和短翅伪葬步甲等喜向阳耐干旱的步甲种类丰富,这些步甲在样地内白天可以捡拾到。坡向形成的步甲分布的差异可能与不同步甲昆虫的生活习性和生物学特征密切相关(刘继亮和李锋瑞, 2008; 杨贵军等, 2016)。坡度影响地表水分留存和土壤侵蚀程度,在山地灌丛和山地草原生境,坡度对步甲分布的解释力度仅次

于海拔,但影响不显著,结合 CCA 排序图,沿坡度逐渐降低方向,山地灌丛步甲种类有增加的趋势,山地草原生境步甲种类则集中在中等坡度范围,因此,山地生态系统中缓坡水分条件较好,更有利于步甲这类地栖型的昆虫活动。在相同坡度范围,灌丛生境比草原更有利于地表昆虫的聚集,可能是由于灌丛的顶蓬效应(Liu *et al*., 2012)。

物种多样性沿海拔梯度上的变化格局及其形成机制在生态学研究中一直富有争议(Wang *et al*., 2007)。物种丰富度的海拔梯度格局有单调递减、驼峰分布、先平台后递减、单调递增、无规则变化、单峰分布格局(Rahbek, 1995)等多种型式,其中,单峰分布格局是更为普遍的格局(McCain and Grytnes, 2010; Sanders and Rahbek, 2012),其格局的成因解释存在着争议。新疆东部天山蝶类(张鑫等, 2013)、祁连山及河西走廊蝶类(谢宗平等, 2009)、广西猫儿山的叶蜂(游群和聂海燕, 2007)等昆虫类群多样性随海拔上升呈现先增加后下降变化。本研究结果表明,步甲丰富度和个体数量海拔梯度呈不对称的单峰格局,峰值在 1 500 ~ 2 000 m 海拔范围,与上述研究结果一致。步甲 Shannon-Wiener 多样性指数随海拔梯度基本表现先递增后平稳,但均匀度指数海拔梯度与丰富度和个体数量变化趋势相反。贺兰山海拔 1 500 m 以下主要是灌木荒漠植被,步甲丰富度和多样性最低,但主要以适应荒漠生境步甲种类为主群落结构较为稳定,均匀度较高,在海拔 1 500 ~ 2 500 m 范围内,随海拔梯度环境异质性增加,尤其是海拔 1 900 ~ 2 500 m 之间,植被组成最为丰富,环境异质性的增加促进了步甲丰富度的递增,高海拔区域气候冷湿,低海拔区域气候干旱,环境异质性减少,步甲物种丰富度降低。关于物种丰富度单峰格局成因的解释,冯建孟等(2006)认为与低海拔区域的人为干扰有关,但结合本文调查实际情况,贺兰山步甲物种丰富度的单峰格局并非是人为干扰的原因,而主要是诸多环境因子在海拔梯度上的变化规律所影响的结果。中域效应假说认为物种丰富度受分布边界限制的影响,呈两边低、中间高的单峰分布格局(Colwell *et al*., 2004),但 Wang 和 Fang (2012)认为物种分布的边界限制和环境因子结合更能合理解释物种多样性的分布格局,中域效应能否独立解释贺兰山步甲丰富度海拔梯度格局有待进一步验证。

致谢 感谢中国科学院动物所梁红斌博士帮助鉴定部分步甲昆虫种类。

参考文献(References)

Bai XS, Cai WZ, Nonnaizab, 2013. Fauna of Insects in Helan Mountain from Inner Mongolia. Inner Mongolia People's Publishing House, Hohhot. 1 – 40. [白晓栓, 彩万志, 能乃扎布, 2013. 内蒙古贺兰山地区昆虫. 呼和浩特: 内蒙古人民出版社. 1 – 40]

Cantón Y, Del Barrio G, Solé-Benet A, Lázaro R, 2004. Topographic controls on the spatial distribution of ground cover in the Tabernas badlands of SE Spain. *Catena*, 55(3): 341 – 365.

Colwell RK, Rahbek C, Gotelli NJ, 2004. The mid-domain effect and species richness patterns: what have we learned so far? *Am. Nat*., 163(3): 1 – 23.

Feng JM, Wang XP, Xu CD, Yang YH, Fang JY, 2006. Altitudinal patterns of plant species diversity and community structure on Yulong Mountains, Yunnan, China. *J. Mountain Sci*., 24(1): 110 – 116. [冯建孟, 王襄平, 徐成东, 杨元合, 方精云, 2006. 玉龙雪山植物物种多样性和群落结构沿海拔梯度的分布格局. 山地学报, 24(1): 110 – 116]

Johansson T, Gibb H, Hjältén J, Dynesius M, 2017. Soil humidity, potential solar radiation and altitude affect boreal beetle assemblages in dead wood. *Biol. Conserv*., 209: 107 – 118.

Judas M, Dornieden K, Strothmann U, 2002. Distribution patterns of carabid beetle species at the landscape-level. *J. Biogeogr*., 29(4): 491 – 508.

Koellner T, Hersperger AM, Wohlgemuth T, 2004. Rarefaction method for assessing plant species diversity on a regional scale. *Ecography*, 27(4): 532 – 544.

Li LL, Zhao CZ, Yin CQ, Wang DW, Zhang JX, 2011. Species richness of grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) on natural grasslands in relation with topography in the upper reaches of Heihe River, western China analyzed with generalized additive models (GAMs). *Acta Entomol. Sin*., 54(11): 1312 – 1318. [李丽丽, 赵成章, 殷翠琴, 王大为, 张军霞, 2011. 黑河上游天然草地蝗虫物种丰富度与地形关系的 GAM 分析. 昆虫学报, 54(11): 1312 – 1318]

Liang CZ, Zhu ZY, Li ZG, 2012. The Vegetation of Helan Mountain. Sunshine Publishing House, Yinchuan. 211 pp. [梁存柱, 朱宗元, 李志刚, 2012. 贺兰山植被. 银川: 阳光出版社. 211 页]

Liu JL, Li FR, 2008. Slope direction and topographic position interact to shape spatial distribution of soil macrofauna in a temperate secondary forest. *J. Desert Res*., 28(6): 1104 – 1112. [刘继亮, 李锋瑞, 2008. 坡向和微地形对大型土壤动物空间分布格局的影响. 中国沙漠, 28(6): 1104 – 1112]

Liu JL, Li FR, Liu CA, Liu CA, Liu QJ, 2012. Influences of shrub vegetation on distribution and diversity of a ground beetle community in a Gobi desert ecosystem. *Biodiv. Conserv*., 21(10): 2601 – 2619.

Liu QF, Kang MY, Liu QR, 2006. Quantitative classification and environmental interpretation of forest tree species in Hungou, Zhongtiao Mountain. *J. Plant Ecol*., 30(3): 383 – 391. [刘秋锋,

康慕谊，刘全儒，2006. 中条山混沟地区森林乔木种的数量分类与环境解释. 植物生态学报，30(3)：383－391]

Ma KP, Liu YM, 1994. Measurement of biotic community diversity I：α diversity (Part 2). *Biodiv. Sci.*, 2(4)：231－239. [马克平，刘玉明，1994. 生物多样性测度方法：α-多样性. 生物多样性，2(4)：231－239]

McCain CM, Grytnes JA, 2010. Elevational gradients in species richness. In：John Wiley and Sons eds. Encyclopedia of Life Sciences. John Wiley & Sons, New York. 1－10.

Negro M, Vacchiano G, Berretti R, Chamberlain DE, Palestrini C, Motta R, Rolando A, 2014. Effects of forest management on ground beetle diversity in alpine beech (*Fagus sylvatica* L.) stands. *Forest Ecol. Manag.*, 328：300－309.

Rahbek C, 1995. The elevational gradient of species richness：a uniform pattern? *Ecography*, 18(2)：200－205.

Sanders NJ, Rahbek C, 2012. The patterns and causes of elevational diversity gradients. *Ecography*, 35(1)：1－3.

Tang ZY, Fang JY, 2004. A review on the elevational patterns of plant species diversity. *Biodiv. Sci.*, 12(1)：20－28. [唐志尧，方精云，2004. 植物物种多样性的垂直分布格局. 生物多样性，12(1)：20－28]

Ulyshen MD, Hanula JL, Horn S, 2005. Using malaise traps to sample ground beetles (Coleoptera：Carabidae). *Can. Entomol.*, 137(2)：251－256.

Wang GH, 2002. Species diversity of plant communities along an altitudinal gradient in the middle section of northern slopes of Qilian Mountains, Zhangye, Gansu, China. *Biodiv. Sci.*, 10(1)：7－14. [王国宏，2002. 祁连山北坡中段植物群落多样性的垂直分布格局. 生物多样性，10(1)：7－14]

Wang XP, Fang JY, 2012. Constraining null models with environmental gradients：a new method for evaluating the effects of environmental factors and geometric constraints on geographic diversity patterns. *Ecography*, 35(12)：1147－1159.

Wang XP, Yang GJ, 2010. Insects of Helan Mountains in Ningxia. Ningxia People's Publishing House, Yinchuan. 1－50. [王新谱，杨贵军，2010. 宁夏贺兰山昆虫. 银川：宁夏人民出版社. 1－50]

Wang Z, Tang Z, Fang J, 2007. Altitudinal patterns of seed plant richness in the Gaoligong Mountains, south-east Tibet, China. *Diversity and Distributions*, 13(6)：845－854.

Xie ZP, Ni YQ, Li ZZ, Li XM, 2009. Vertical distribution and diversity of butterflies in the northern slopes of Qilian Mountains and Hexi Corridor. *Acta Pratacult. Sin.*, 18(4)：195－201. [谢宗平，倪永清，李志忠，李晓明，2009. 祁连山北坡及河西走廊蝶类垂直分布及群落多样性研究. 草业学报，18(4)：195－201]

Xu YJ, Chen YN, Li WH, Fu AH, Ma XD, Gui DW, Chen YP, 2010. Distribution pattern and environmental interpretation of plant species diversity in the mountainous region of Ili River Valley, Xinjiang, China. *Chin. J. Plant Ecol.*, 34(10)：1142－1154. [徐远杰，陈亚宁，李卫红，付爱红，马晓东，桂东伟，陈亚鹏，2010. 伊犁河谷山地植物群落物种多样性分布格局及环境解释. 植物生态学报，34(10)：1142－1154]

Yang GJ, Jia L, Zhang JY, Yu YZ, 2016. Distribution of darkling beetles and its relationships with topography in Henlan Mountain, Ningxia. *J. Environ. Entomol.*, 38(1)：77－86. [杨贵军，贾龙，张建英，于有志，2016. 宁夏贺兰山拟步甲科昆虫分布与地形的关系. 环境昆虫学报，38(1)：77－86]

You Q, Nie HY, 2007. Sawfly diversity along analtitude gradient in Mao'er Mountain of Guangxi. *Chin. J. Appl. Ecol.*, 18(9)：2001－2005. [游群，聂海燕，2007. 广西猫儿山沿海拔梯度的叶蜂多样性. 应用生态学报，18(9)：2001－2005]

Yu XD, Luo TH, Zhou HZ, 2006. Effects of forestry practices and forest fragmentation on beetle diversity and conservation strategies. *Acta Entomol. Sin.*, 49(1)：126－136. [于晓东，罗天宏，周红章，2006. 林业活动和森林片断化对甲虫多样性的影响及保护对策. 昆虫学报，49(1)：126－136]

Yue M, Zhang LJ, Dang GD, Gu TQ, 2002. The relationships of higher plants diversity and elevation gradient in Foping National Reserve. *Sci. Geogr. Sin.*, 22(3)：349－354. [岳明，张林静，党高弟，辜天琪，2002. 佛坪自然保护区植物群落物种多样性与海拔梯度的关系. 地理科学，22(3)：349－354]

Zhang JX, Zhao CZ, Yin CQ, Li LL, Hou ZJ, Zhang J, 2012. Relationship between the spatial pattern of nymph and adult abundance of *Oedaleus asiaticus* (Orthoptera：Acrididae) and topography in the alpine grassland in the upper reaches of Heihe River analyzed with the GAM model. *Acta Entomol. Sin.*, 55(12)：1368－1375. [张军霞，赵成章，殷翠琴，李丽丽，侯兆疆，张静，2012. 黑河上游天然草地亚洲小车蝗蝗蝻与成虫多度分布与地形关系的 GAM 分析. 昆虫学报，55(12)：1368－1375]

Zhang X, Hu HY, Lü ZZ, 2013. Butterfly diversity and vertical distribution in eastern Tianshan Mountain in Xinjiang. *Acta Ecol. Sin.*, 33(17)：5329－5338. [张鑫，胡红英，吕昭智，2013. 新疆东部天山蝶类多样性及其垂直分布. 生态学报，33(17)：5329－5338]

（责任编辑：赵利辉）